

DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

**SZOCIÁLIS INGEREK FELDOLGOZÁSÁNAK NEURÁLIS  
MECHANIZMUSAI KUTYÁKBAN**

**Gábor Anna**

*Témavezetők*

Andics Attila, PhD  
Tudományos főmunkatárs

Miklósi Ádám, DSc  
Biológia Intézet vezetője

*Etológia Doktori Program*

Programvezető: Miklósi Ádám, DSc, Professzor

*Biológia Doktori Iskola*

Doktori iskola vezetője: Erdei Anna, DSc, Professzor



ETOLÓGIA TANSZÉK  
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR  
EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM  
2019

## Bevezetés

A szociális viselkedés alapjai a szociális interakciók, melyek komplexitását befolyásolják a résztvevők közti hasonló szocio-kognitív képességek (Székely et al. 2010). Ezeket főként intraspecifikus kontextusban vizsgálják, mindazonáltal a kutya-gazda kapcsolat egy egyedi interspecifikus példával szolgál. A kutyák (*Canis familiaris*) és az emberek szociális és kognitív repertoárja sok tekintetben egymáshoz hasonló (Miklósi and Topál 2013). Ez a repertoár kiterjed, többek közt, az érzelmi és szociális feldolgozásra, a kötődésre, valamint a kommunikációra (Bunford et al. 2017). Mindezen közös képességek alapján, a kutyák a komparatív szocio-kognitív kutatások fő alanyaivá váltak viselkedéses (Bensky et al. 2013), újabban pedig neurális szinten is. Számos kutatócsoport indított éber kutyákon végzett funkcionális mágneses rezonancia képalkotó (fMRI) vizsgálatokat különböző területeken, beleértve az auditoros feldolgozást, különös tekintettel az akusztikus kommunikációra (Thompkins et al. 2016; Bunford et al. 2017; Andics and Miklósi 2018).

A kutyák számára, az emberek társállataiként, kiemelkedően fontos az emberi kommunikáció, így az emberi akusztikus jelzések feldolgozását vizsgáló kutatások vonzó alanyai. A kutya és az ember közti akusztikus kommunikáció hatékonyságát mind genetikai, mind pedig környezeti faktorok elősegítik. A genetikát tekintve, az emlősök hasonló szociális helyzetekben közös vokális kategóriák mentén fejezik ki belső állapotaikat (Morton 1977; Andics and Faragó 2018). Így, az emlősök akár fajok közt is képesek lehetnek ezen jelzések megfelelő értelmezésére, abban az esetben is, ha nincs korábbi tapasztalatuk az adott hangadásokról. Ráadásul, a kutyák ősei feltehetően rendelkeztek az emberekkel való hatékony vokális viselkedés kialakulását lehetővé tevő genetikai adottságokkal. Mivel a kutyák az elmúlt több tízezer évben kohabituálódtak az emberekkel (Wang et al. 2013), a velük való kommunikációs képességeik a domesztikációs folyamatokkal párhuzamosan is fejlődtek (Miklósi 2015). Ilyen tekintetben a kutyák és az emberek közti kommunikációs hasonlóságok konvergens evolúció eredményei. A környezeti faktorokat tekintve, a családi kutyák életük során folyamatosan ki vannak téve emberi vokális, nyelvi ingereknek. Gazdáik aktívan tréningezik őket a hatékony kommunikációra, folyamatosan beszélnek hozzájuk, parancsszavakat tanítanak nekik (Andics and Miklósi 2018). Mindezek alapján, disszertációmban négy fMRI és viselkedéses kísérleten keresztül mutatom be a vokális feldolgozás neurális mechanizmusait kutyákban.

Az agyi képalkotó vizsgálatok során az fMRI statikus mágneses tér segítségével méri az agyi aktivitás változását. Ez az úgy nevezett hemodinamikus válasz (HRF) a külső stimuláció következtében várható agyi jel, melyet az egyes agyterületek feldolgozásban játszott

szerepének meghatározására használnak (Huettel et al. 2014). Az fMRI-t széles körben alkalmazzák emberi agyterületek funkcionális jellemzésére, ugyanakkor a módszer az állati agyműködés vizsgálatának szempontjából is sok szempontból előnyös.

Az éber kutyák fMRI vizsgálata számos előnyt rejt mind állatjóléti, mind módszertani, mind pedig komparatív szempontból (Thompkins et al. 2016; Andics and Miklósi 2018). Állatjóléti szempontból a kutyák vizsgálata megfelel az állatkísérletek 3R irányelvének (ártalomcsökkentés, egyedszámcsökkentés, helyettesítés; Flecknell 2002). A kutyák együttműködési készsége, egy szociális tanuláson és pozitív megerősítésen alapuló tréninget követően lehetővé teszi, hogy a nem invazív fMRI kísérletekben önként vegyenek részt. A módszertani előnyöket tekintve, a kutya az egyetlen nem-humán állatfaj, akinek az agyi aktivitása fizikai korlátozás vagy altatás nélkül is mérhető fMRI segítségével. Így, az ilyen típusú kezelések okozta hátrányok (mint például a stressz, illetve az öntudatlan állapot miatt módosult, megbízhatatlan agyi aktivitás eredmények ; Jia et al. 2014) esetükben elkerülhetőek. Komparatív szempontból, fizikai korlátozás és altatás hiányában, valamint a csökkent stressz szint miatt, a kutyák mérés közbeni belső állapota feltehetően jobban hasonlít az emberekéhez, mint más modell fajoké.

A kutyák hallópályáiról elérhető adatok stabil alapot biztosítanak az auditoros éber kutya fMRI vizsgálatoknak. Elsőként, erősen invazív kísérletek eredményei alapján, anatómiai atlaszok írták le a kutyaagy hallóterületeinek struktúráját, az állatorvosok munkájának támogatása érdekében (de Lahunta et al. 2009). Ezen invazív kísérletek hátránya azonban, hogy nem alkalmasak az agy normál, érintetlen működésének vizsgálatára. Ezzel szemben, az fMRI valós idejű funkcionális méréseket tesz lehetővé. Később, egy altatott kutyákon végzett fMRI kísérlet kimutatta a módszer alkalmasságát a kutyák auditoros működéseinek vizsgálatára, ugyanakkor altatás okozta mérési nehézségeket is bemutatott (Bach et al. 2013). Végül, kutatócsoportunk vizsgálta elsőként éber kutyák auditoros működéseit fMRI segítségével. A kísérlet eredményeképp feltárták egyes szubkortikális és kortikális agyterületek különböző auditoros funkcióit (Andics et al. 2014).

Mindezen ismeretek alapján a disszertációmban a kutyák vokális szociális érzékelését vizsgáltam. A bemutatott kísérletek verbális dicséretes és semleges beszédhangok feldolgozásán keresztül újszerű eredményekkel szolgálnak a beszéd és a jutalomfeldolgozás neurális mechanizmusairól kutyákban.

## TÉZISEK

**1. TÉZIS. A vokális-szociális ingerek feldolgozása a kutyák agyában, az emberi agyhoz hasonlóan, hierarchikus: az egyszerűbb, erősen akusztikafüggő ingeraspektusok feldolgozása szubkortikális területeken, míg a komplexebb, érzelmitöltet-függő vagy magasabb szintű absztrakciót igénylő ingeraspektusok feldolgozása kortikális agyterületeken történik (1., 2., 4. kísérlet).**

Az emberi agy az auditoros információt, beleértve a beszédet is, hierarchikusan dolgozza fel. Az egyszerűbb akusztikus jelzések (pl. alaphékvencia vagy alaphékvenciaváltozás) feldolgozása korábbi (de Heer et al., 2017; Fröhholz et al., 2016; Pannese et al., 2015; Specht, 2013), míg a komplexebb ingeraspektusok feldolgozása (pl. beszélő) későbbi auditoros szinteken történik (Binder et al. 2009; DeWitt and Rauschecker 2012). A tézist megalapozó fMRI kísérletek egyik célja volt annak feltárása, hogy a kutyák agyában jelen van-e egy emberekéhez hasonló auditoros feldolgozási hierarchia. A kutyák akusztikusan, lexikális jelentésteliségben, érzelmi prozódiaiban, valamint a beszélő személyében különböző beszéd ingereket hallgattak. Eredményeink alapján a korai feldolgozásban résztvevő szubkortikális auditoros területek általánosságban érzékenyek a hányingerekre, valamint a, például érzelmi tartalomhoz köthető, akusztikai-alapú változásokra. A hangingerek feldolgozását kísérő legerősebb agyi aktivitások az elsődleges hallókéregben jelentek meg, valamint az ide tartozó agyterületek leginkább a beszéd érzelmi töltetéhez kapcsolódó jelzésekre voltak érzékenyek. Mindez megerősíti ezen területek elsődleges auditoros feldolgozásban játszott szerepét. A feltehetően másodlagos hallókéregbe tartozó területek komplexebb ingeraspektusokra, úgy mint, a lexikális jelentés vagy a beszélő kiléte, voltak leginkább érzékenyek. Ezen eredmények alapján a kutyák agya, emberekéhez hasonló hierarchiával, az egyszerűbb akusztikus jelzéseket, illetve az érzelmi prozódiaát alacsonyabb, míg a lexikális jelentést, illetve a beszélő kilétét magasabb auditoros szinteken dolgozza fel.

**2. TÉZIS. A kutyák agya a lexikális jelentést az érzelmi prozódiaától elkülönülten, jobb féltekei aszimmetriával, az auditoros hierarchia magasabb szintjein, hallókérgi területeken dolgozza fel (1., 2. kísérlet).**

Beszédfeldolgozáskor az emberi agy az egységes kommunikatív tartalom értelmezése során elkülönülten elemzi a lexikális és a prozódiai információt. Emberekben, a lexikális jelentés

feldolgozása, ami tulajdonképpen a hangsor és a hozzá tartozó absztrakt jelentés agyi összekapcsolását jelenti, a bal agyféltekében kifejezettebb (Binder et al. 2009), és eleve meglévő lexikális reprezentációkat igényel. Tehát, az erősebben akusztikához kötött érzelmi prozódiaival ellentétben, a lexikális jelentésfeldolgozás feltehetően magasabb szintű kognitív folyamatokban résztvevő kortikális agyterületekhez kötött (Binder et al. 2009; DeWitt and Rauschecker 2012). Ezen képességek evolúciója leginkább komparatív kísérletek segítségével vizsgálható. A kutyák a komparatív kísérletek megfelelő alanyai, hiszen kiemelkedően érzékenyek az emberi beszéd jelzéseire. Két fMRI kísérlet fő célja az volt, hogy felfedjék a lexikális jelentés feldolgozásának neurális mechanizmusait kutyákban. A lexikális jelentés, valamint a prozódia egymástól elkülöníthető vizsgálatának érdekében a kutyák mind lexikálisan, mind prozódiailag jelölt és jelöletlen ingereket hallgattak minden kombinációban. A lexikálisan jelöletlen szavak értelmetlenek voltak a kutyák számára. Az alanyok mindkét fMRI kísérlet során ugyanazokat az ingereket hallgatták, különböző kísérleti elrendezésben (eseményhez kötött fMRI adaptációs, illetve blokkosított dizájn). A kutatás eredményei alapján a kutyák, az emberekhez hasonlóan, féltekei aszimmetriával dolgozzák fel a lexikális jelentést. Ugyanakkor, az emberekkel ellentétben, ez a féltekei aszimmetria a kutyákban a jobb agyfélteke irányába tolódik. Számos kortikális agyterületet lexikális jelentésfeldolgozásban játszott szerepét is sikerült feltárni. Ezen lexikális reprezentációk függetlenek voltak az érzelmi prozodiától. Mindezek alapján úgy tűnik, hogy a lexikális jelentésfeldolgozás nem egy, a nyelv megjelenését követő, kizárólag emberre jellemző képesség. Az emberek és kutyák közti funkcionális hasonlóságok inkább azt támasztják alá, hogy a beszédfeldolgozás néhány fő eleme olyan neurális mechanizmusokra épül, melyek evolúciósabban ősi, mint a valódi beszédképesség.

### **3. TÉZIS. A kutyában erősebb agyi jutalomválaszhoz vezet egy szociálisan közeli személy (gazda, tréner) verbális dicsérete, ha mind a lexikális jelentés, mind a prozódia dicsérő (1., 4. kísérlet).**

Különböző szociális helyzetekben, az emberek rendszeresen használnak dicséreteket a kutyák jutalmazására. Ezeket az ingereket leginkább a gazdák, valamint a trénerok alkalmazzák kutyákkal való szociális interakcióik során. Egy elterjedt nézet, hogy ezen szóbeli dicséretek során kizárólag a dicséretek hangsúlya, prozódiaja számít, míg a szavak lexikális jelentése nem. A kutyák jól ismert jutalomfeldolgozási agyi mechanizmusait alapul véve (Berns et al. 2012,

2013), két fMRI kísérlet vizsgálta, hogy mitől válik a szóbeli dicséretet valódi szociális jutalom: a szavak dicsérő lexikális jelentésétől, a dicsérő prozódiaától vagy a beszélő kilététől. A kutyák elsőként a trénerük által mondott dicsérő és semleges szavakat hallgattak dicsérő és semleges prozódiaival (hangsúllyal) minden kombinációban. A semleges szavak a kutyák számára értelmetlenek voltak. Másodszor, a kutyák valódi helyzetekben felvett hosszú dicsérő mondatokat hallgattak gazdáik, valamint egy távoli ismerős személy hangján. Két elsődleges jutalomfeldolgozásban résztvevő agyterület erősebb aktivitást mutatott a tréner által mondott dicséretekre abban az esetben, ha mind a szójelentés, mind a prozódia dicsérő volt. Továbbá az egyik jutalomfeldolgozó terület csak a gazda (valamint a tréner) dicséretére volt érzékeny. Ezen eredmények alapján, mikor valaki dicsér egy kutyát, a dicsérő szójelentés és a dicsérő prozódia egyaránt számítanak. Ráadásul, a szokatlan szociális interakciókban elhangzó dicséretek (pl. egy távoli ismerőstől) valószínűleg nem elegendőek az agyi jutalomválasz kiváltásához. Így, a szóbeli dicséret által kiváltott jutalomválaszhoz feltehetően a beszélő és a kutya közti szoros kapcsolat megléte is szükséges.

#### **4. TÉZIS. A gazda hangját mind viselkedésesen, mind neurálisan más személyek hangjaitól elkülönülten dolgozza fel a kutya (3., 4. kísérlet).**

A fajtársak hang alapján történő egyedi felismerésének képességét számos fajban kimutatták. Emberi hangok feldolgozása állatokban azonban kevésbé kutatott, és a hang alapján történő valódi egyedfelismerési képesség még nem megbízhatóan bizonyított (Kriengwatana et al. 2014). Egyelőre nem áll rendelkezésre publikált bizonyíték, például a kutyák gazdahang felismerési képességéről, illetve az ezt irányító neurális mechanizmusokról. Ezen kérdéseket egy viselkedéses és egy fMRI kísérlet vizsgálta. A viselkedéses kísérlet célja az fMRI kísérlet megalapozása volt a kutyák emberi hangdiszkriminációs képességének bizonyításával. A tesztben a kutyáknak egy két utas választásos feladat során, kizárólag vokális jelzések alapján kellett megtalálniuk elrejtőzött gazdájukat. A gazda és egy kontrol személy egy-egy paraván mögött beszéltek, mielőtt a kutyáknak a két személy között dönteni kellett hang alapján. A próbák során a kutyák szignifikánsan többször választották gazdáik hangját, mint a kontroll személyét. Az auditoros fMRI kísérletben a kutyák gazdáiktól és egy ismerős kontrol személytől származó beszédingereket hallgattak. A kísérlet célja a gazda hangjára érzékeny agyterületek azonosítása volt. A teszt során egy elsődleges hallókéreg közeli (valószínűleg másodlagos hallókérgi) agyterület erősebb agyi választ adott a gazda hangjára az ismerős

kontrollhanghoz képest. Ezen kísérletek mind viselkedéses, mind pedig neurális eredményekkel támogatják a kutyák emberi hangfelismerési képességét, valamint feltárják a gazda hangjának neurális reprezentációit kutyák agyában. Állatkísérletek eredményei segíthetnek megérteni az emberi hangmegkülönböztetési és hangfelismerési képesség egyes elemeit (Leaver and Rauschecker, 2010; Belin et al., 2011). Ugyanakkor, a fajtársak és nem fajtársak hangfelismerését lehetővé tevő mechanizmusok hasonlóságairól és különbségeiről rendelkezésre álló információk jelenleg hiányosak. A kutyák és emberek későbbi kísérletekben kimutatott esetleges hangfeldolgozási hasonlóságainak figyelembevétele fontos lehet az emberi hangfeldolgozás evolúciójának feltárása szempontjából.

## **5. TÉZIS. A kötődési viselkedési rendszer és az agyi jutalmazórendszer kutyákban, akárcsak emberekben, egymással szoros kölcsönhatásban működik (4. kísérlet).**

A kutyák adaptációja az emberi környezethez specifikus változásokat eredményezett a szociális viselkedésükben (Miklósi 2015). Viselkedéses kísérletek kimutatták például, hogy a kutyák kötődése gazdáikhoz az emberi kötődéssel funkcionálisan analóg (Topál et al. 1998), habár az ezen hasonlóságok hátterében álló neurális mechanizmusok még felderítetlenek. Emberekben a kötődés szorosan kapcsolódik az agyi jutalomfeldolgozási mechanizmusokhoz (Scheele et al. 2013). Egy kombinált viselkedéses és fMRI kísérletben a kutyák gazdához való kötődését egy gyerekek esetében széles körben alkalmazott (Ainsworth et al. 1969), kutyákra adaptált (Topál et al. 1998) úgy nevezett Idegen Helyzet Teszt segítségével vizsgáltuk. Emellett a kutyák gazdáik dicséreteit és semleges (kutyák számára értelmetlen) beszédét hallgatták az fMRI mérés során. A kísérlet hipotézise alapján, ha a kutyák gazdához való kötődése az emberekéhez hasonló neurális mechanizmusokon alapszik, akkor a gazda hangjára adott jutalomválaszt befolyásolja a beszélő és a kutya közti kapcsolat erőssége. A kísérletben a magasabb kötődéspontszámmal rendelkező kutyák erősebb agyi jutalomválaszt adtak a gazda hangjára a beszéd (dicsérő) tartalmától függetlenül. Az eredmények alapján a gazda hangja a kutyák számára önmagában jutalmazó értékű lehet, melyet befolyásol a kutya és a gazda közti kötődéses kapcsolat minősége. Ez a beszélő-függő agyi jutalomválasz kutyákban, a már jól ismert funkcionális analógián túl, fontos hasonlóságokat tár fel az intraspecifikus anya-gyerek, illetve az interspecifikus kutya-gazda közti kötődést irányító neurális mechanizmusokról is.

## KÖZLEMÉNYEK

### A DISSZERTÁCIÓBAN SZEREPLŐ PUBLIKÁCIÓK

Andics A., **Gábor A.**, Gácsi M., Faragó T., Szabó D., Miklósi Á. (2016). Neural mechanisms for lexical processing in dogs. *Science*. 353:1030-1032.

DOI: 10.1126/science.aaf3777

**Gábor A.**, Kaszás N., Miklósi Á., Faragó T., Andics A. (2019). Interspecific voice discrimination in dogs. *Biologia Futura*. DOI: 10.1556/019.70.2019.15

### A DISSZERTÁCIÓBAN SZEREPLŐ KÉZIRATOK

**Gábor A.**, Gácsi M., Szabó D., Miklósi Á., Kubinyi E., Andics A. Multilevel fMRI adaptation for spoken word processing in the awake dog brain. *Bírálat alatt*.

**Gábor A.**, Andics A., Czeibert K., Miklósi Á., Carreiro C., Gácsi M. Awake fMRI reveals attachment-dependent reward response in the dog brain. *Előkészítés alatt*.

### A DISSZERTÁCIÓBAN NEM SZEREPLŐ PUBLIKÁCIÓK

**Gábor A.**, Horváth Gy., Ortmann-né Ajkai A., Csicsek G. (2015). Quantitative classification of macrohabitats for small mammals' habitat segregation surveys in a forest reserve. *Natura Somogyiensis*. 26: 123-134.

### A DISSZERTÁCIÓBAN NEM SZEREPLŐ KÉZIRATOK

Boros M., **Gábor A.**, Szabó D., Bozsik A., Gácsi M., Szalay F., Faragó T.; Andics A. Repetition enhancement to voice identities in the dog brain. *Beadva*.

**Gábor A.**, Bunford N., Gácsi M., Andics A. Impulsivity-dependent reward response in the dog brain. *Előkészítés alatt*.

Bálint A., Andics A., Gácsi M., **Gábor A.**, Czeibert K., Luce C.M., Miklósi Á., Kröger R.H.H. Domestic dogs sense infrared body heat radiation with their cold rhinaria. *Bírálat alatt*.

Szabó D., **Gábor A.**, Gácsi M., Faragó T., Miklósi Á., Andics A. On the face of it: no differential activity to internal facial features in the dog brain. *Bírálat alatt*.

Gergely A., **Gábor A.**, Hegedűs-Kovács K., Andics A., Gácsi M., Topál J. Gender Matters: Voice processing of male and female speech in the dog brain. *Előkészítés alatt*.



## REFERENCIÁK

- Ainsworth MDS, Wittig BA (1969) Attachment and the exploratory behavior of one-year olds in a strange situation. *Determ Infant Behav.* 4:111-136
- Andics A, Faragó T (2018) Voice Perception Across Species. In: *The Oxford Handbook of Voice Perception.* pp 363–392
- Andics A, Gácsi M, Faragó T, et al (2014) Voice-sensitive regions in the dog and human brain are revealed by comparative fMRI. *Curr Biol.* 24:574-578. doi: 10.1016/j.cub.2014.01.058
- Andics A, Miklósi Á (2018) Neural processes of vocal social perception: Dog-human comparative fMRI studies. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 85:54-64. doi: 10.1016/j.neubiorev.2017.11.017
- Bach JP, Lüpke M, Dziallas P, et al (2013) Functional magnetic resonance imaging of the ascending stages of the auditory system in dogs. *BMC Vet Res.* 9:210. doi: 10.1186/1746-6148-9-210
- Bensky MK, Gosling SD, Sinn DL (2013) The world from a dog's point of view: A review and synthesis of dog cognition research. In: *Advances in the Study of Behavior.* pp 45:209-406
- Berns GS, Brooks A, Spivak M (2013) Replicability and heterogeneity of awake unrestrained canine fMRI responses. *PLoS One.* 9: e98421. doi: 10.1371/journal.pone.0081698
- Berns GS, Brooks AM, Spivak M (2012) Functional MRI in awake unrestrained dogs. *PLoS One.* 7:e38027. doi: 10.1371/journal.pone.0038027
- Binder JR, Desai RH, Graves WW, Conant LL (2009) Where is the semantic system? A critical review and meta-analysis of 120 functional neuroimaging studies. *Cereb Cortex.* 19:2767-2796. doi: 10.1093/cercor/bhp055
- Bunford N, Andics A, Kis A, et al (2017) *Canis familiaris* As a Model for Non-Invasive Comparative Neuroscience. *Trends Neurosci.* 40:438-452. doi: 10.1016/j.tins.2017.05.003
- Cook PF, Spivak M, Berns GS (2014) One pair of hands is not like another: caudate BOLD response in dogs depends on signal source and canine temperament. *PeerJ.* 2:e596. doi: 10.7717/peerj.596
- de Heer WA, Huth AG, Griffiths TL, et al (2017) The Hierarchical Cortical Organization of Human Speech Processing. *J Neurosci.* 37:6539-6557. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3267-16.2017
- de Lahunta A, Glass E, Kent M (2009) Auditory System: Special Somatic Afferent System. In: *Veterinary neuroanatomy and clinical neurology.* pp 455-462
- DeWitt I, Rauschecker JP (2012) Phoneme and word recognition in the auditory ventral stream. *Proc Natl Acad Sci.* 109:E505-E514. doi: 10.1073/pnas.1113427109

- Ehret G, Kurt S (2010) Selective perception and recognition of vocal signals. *Handb Behav Neurosci* .19:125–134. doi: 10.1016/B978-0-12-374593-4.00013-9
- Flecknell P (2002) Replacement, reduction and refinement. *ALTEX*. 19:73-8
- Frühholz S, Trost W, Kotz SA (2016) The sound of emotions-Towards a unifying neural network perspective of affective sound processing. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 68:96-110. doi: 10.1016/j.neubiorev.2016.05.002
- Huettel SAA, Song W, McCarthy G (2014) *Functional Magnetic Resonance Imaging*, Third. pp 1-573
- Jia H, Hu X, Deshpande G (2014a) Behavioral Relevance of the Dynamics of the Functional Brain Connectome. *Brain Connect.* 4:741-59. doi: 10.1089/brain.2014.0300
- Kriengwatana B, Escudero P, Cate C ten (2014) Revisiting vocal perception in non-human animals: A review of vowel discrimination, speaker voice recognition, and speaker normalization. *Front. Psychol.* 5:1543. doi: 10.3389/fpsyg.2014.01543.
- Miklósi Á (2015) *Dog behaviour, evolution and cognition*. Oxford University Press. pp 1-400
- Miklósi Á, Topál J (2013) What does it take to become “best friends”? Evolutionary changes in canine social competence. *Trends Cogn. Sci.* 17:287-94. doi: 10.1016/j.tics.2013.04.005
- Morton ES (1977) On the Occurrence and Significance of Motivation-Structural Rules in Some Bird and Mammal Sounds. *Am Nat.* 111:855-869. doi: 10.1086/283219
- Pannese A, Grandjean D, Frühholz S (2015) Subcortical processing in auditory communication. *Hear. Res.* 328:67-77. doi: 10.1016/j.heares.2015.07.003
- Scheele D, Wille A, Kendrick KM, et al (2013) Oxytocin enhances brain reward system responses in men viewing the face of their female partner. *Proc Natl Acad Sci.* 110:20308-20313. doi: 10.1073/pnas.1314190110
- Specht K (2013) Mapping a lateralization gradient within the ventral stream for auditory speech perception. *Front Hum Neurosci.* 7:629. doi: 10.3389/fnhum.2013.00629
- Székely T, Moore AJ, Komdeur J (2010) *Social behaviour: Genes, ecology and evolution*. Cambridge University Press
- Thompkins AM, Deshpande G, Waggoner P, Katz JS (2016) Functional Magnetic Resonance Imaging of the Domestic Dog: Research, Methodology, and Conceptual Issues. *Comp Cogn Behav Rev.* 11:63-82. doi: 10.3819/ccbr.2016.110004
- Topál J, Miklósi Á, Csányi V, Dóka A (1998) Attachment Behavior in Dogs (*Canis familiaris*): A New Application of Ainsworth’s (1969) Strange Situation Test. *J Comp Psychol.* 112:219-229. doi: 10.1037/0735-7036.112.3.219
- Wang GD, Zhai W, Yang HC, et al (2013) The genomics of selection in dogs and the parallel evolution between dogs and humans. *Nat Commun.* 4:1860. doi: 10.1038/ncomms2814